TUNICADOS PLANCTONICOS (CHORDATA, TUNICATA), DISTRIBUCION Y RELACIONES TROFICAS*

Graciela B. ESNAL

Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 1428 Buenos Aires, Argentina. Investigadora del CONICET.

SUMMARY

Planktonic tunicates (Chordata, Tunicata), distribution and trophic relations.

The feeding biology of the planktonic tunicates is pointed out as it determines the key roie of these organisms in the trophic webs of the sea. Additional information on the general features of the South Atlantic distribution of these plankters is given showing that the main problems in this field are due to faulty sampling. Two aspects are remarked: 1) The relationship between distribution and feeding habits. It has been usually taken for granted that abiotic factors are determinant of distribution not considering that many aspects of animal behavior are dominated by trophic interactions. 2) The necessity of changing sampling strategies.

INTRODUCCION

Los objetivos de este artículo son llamar la atención sobre la biología alimentaria de los tunicados planctónicos, que determina el papel clave que estos organismos desempeñan en las tramas tróficas del mar, y sobre el cual pienso que no se ha insistido suficientemente; e introducir alguna actualización en el panorama general de la distribución en el Atlántico sur, poniendo en evidencia que las incógnitas existentes son debidas, fundamentalmente, a falencias de muestreo.

Me interesa destacar dos aspectos:

1. La vinculación entre la distribución y los hábitos alimentarios, ya que siempre se ha dado por sentado que los factores abióticos son los determinantes de la distribución, sin tener en cuenta que muchos de los aspectos del comportamiento animal están regidos, fundamentalmente, por las relaciones tróficas.

2. La necesidad de efectuar cambios en las estrategias de recolección.

ASPECTOS GENERALES DE LA DISTRIBUCION

Me referiré especialmente a Appendicularia y Salpidae, por tratarse de los taxones más estudiados. En ambos casos se mantiene, en líneas generales, el panorama de distribución que he presentado en anteriores contribuciones (Esnal, 1978, 1981 a y b), pero los nuevos aportes evidencian la necesidad, no sólo de realizar más muestreos, sino de modificar radicalmente las estrategias de los mismos.

Las apendicularias, como es bien sabido, se encuentran ampliamente distribuidas en todos los oceános. Son más abundantes en las aguas de plataforma que en las áreas pelágicas, y en los 100 m superficiales que a mayores profundidades. La mayor diversidad se encuentra en las aguas más cálidas, siendo la convergencia subtropical el límite sur de distribución para muchas de las especies, aunque en general se las halla en el área transicional.

En trabajos anteriores (Esnal, *loc. cit.*) mencioné ejemplos de distribución difíciles de explicar

* Expuesto en el Simposio sobre distribución del plancton y relaciones tróficas, realizado durante las VII Jornadas Argentinas de Zoología, Mar del Plata, 23 de octubre de 1984.

como el de *Oikopleura longicauda*, la especie más común en aguas cálidas y templadas que, según Lohmann y Hentschel (1939), tiene como límite sur de distribución en el Atlántico la isoterma de 15°C, pero que aparece en el Antártico (Lohmann, 1928). Por el contrario, *Oikopleura fusiformis* se extendería más hacia el sur, a lo largo de la plataforma continental argentina (cita más austral a 61°S) pero sin aparecer en el Antártico.

Nuevos datos obtenidos de material cedido por el Smithsonian Oceanographic Sorting Center (Washington), que tenemos en estos momentos en estudio, me permiten asegurar que ambas especies tienen una amplia distribución hacia el sur. *Oikopleura fusiformis* sobrepasa los 64°S en el Pacífico y *O. longicauda* llega hasta la convergencia antártica en todos los océanos (no la hemos encontrado en el Antártico, donde la única cita sería la de Lohmann). Por esta razón pienso que las supuestas distribuciones irregulares se deben, simplemente, a la carencia de muestreos suficientes y adecuados. Posiblemente ésta sea también la respuesta al problema planteado por las especies, consideradas termófilas, que han sido citadas en el Antártico como "visitantes tropicales" (Lohmann, 1928) sin que pudiera explicarse su presencia allí. Quizás haya que incluir en este último grupo a *Fritillaria antarctica* Lohmann, 1905, la única especie de este género que sería endémica del Antártico, ya que Tokioka (1964) duda sobre su validez taxonómica debido a su marcada afinidad con *F. fraudax*, especie supuestamente termófila, que he considerado muy rara en las aguas de nuestra plataforma basándome sobre los datos existentes en la literatura (Esnal, *loc. cit.*). Sin embargo, en recientes muestreos de los buques Dr. E. Holmberg (junio de 1983) y Puerto Deseado (febrero a abril de 1984) en nuestras costas, la hemos encontrado en forma frecuente y con abundante número de ejemplares entre 34 y 41°S.

Con respecto a sálpidos, son organismos típicamente pelágicos, que aparecen en todos los océanos, excluido el Artico. En general se los considera restringidos a la capa eufótica, aunque se han citado migraciones verticales diurnas de *Salpa aspera* en el Atlántico norte que superan los 800 m, lo que implica que estos organismos han experimentado un cambio de temperatura de aproximadamente 20°C en el transcurso de pocas horas (desde 24°C cerca de la superficie a 4°C a unos 1000 m de profundidad) (Wiebe *et al.*, 1979).

El esquema de distribución presentado en trabajos anteriores (Esnal, *loc. cit.*) sigue estando vigente, pudiéndose destacar acá la existencia de variaciones morfológicas (diferencias en el número de fibras por banda muscular principalmente), correlacionadas con la latitud, en algunas especies con amplia distribución en aguas cálidas y templadas. Según van Soest (1975), se trata de variaciones clinales, hecho que parece probado en algunas especies pero no en todas las citadas por este autor, ya que en *Iasis zonaria* no hemos encontrado ejemplares con características intermedias entre los fenotipos extremos de aguas tropicales (número promedio de fibras musculares en el blastozooide: 70) y de aguas templadas (número promedio: 175) (Esnal *et al.*, 1983). El no haberlos encontrado no significa que no existan, puesto que se carece de información sobre áreas intermedias. Hemos estudiado más de 400 ejemplares provenientes de nuestras costas en un rango de latitud que va de 35°S a 53°S, no detectando variaciones latitudinales. No puede descartarse que, en este espacio latitudinal, se tratara siempre de ejemplares de aguas subantárticas. Lo mismo ocurrió en el rango de latitud analizado en aguas tropicales (entre 20°N y 12°S del Pacífico tropical) donde se estudiaron unos 150 ejemplares. La diferencia en el número de fibras entre ambos grupos es más que significativa y podría ser que se trate de dos especies diferentes.

Van Soest (*loc. cit.*) discute si el fenómeno de variación latitudinal será el producto de una mera adaptación fenotípica a diferentes condiciones ambientales (ecofenotipos) o si las poblaciones de aguas tropicales y templadas serán genéticamente diferentes. Estos conceptos no son necesariamente contrapuestos, ya que esas poblaciones pueden haber adquirido diferencias genéticas debido a que, obviamente, las características diferentes de las masas de agua en las que viven serían las que determinarían el aislamiento reproductivo, siendo esperable que en las áreas limítrofes se encuentren individuos con características intermedias.

El mismo autor se refiere a los mecanismos de especiación en Salpidae, destacando que débiles barreras hidrográficas como las que se encuentran en las áreas transicionales de todos los océanos, parecen jugar un papel importante en la determinación de la distribución de muchas especies de salpas y otros zooplánctereres y serían la causa determinante de la diferenciación intraespecífica. Considera la importancia, clara para nosotros, de investigar estas barreras más intensamente usando programas de muestreo más elaborados.

HABITOS ALIMENTARIOS DE LOS TUNICADOS PLANCTONICOS

Continuaré refiriéndome especialmente a Appendicularia y Salpidae. Estos animales toman su alimento por medio de estructuras mucosas filtradoras, producidas por secreción, que son altamente eficientes en la captura de una amplia gama de tallas de partículas.

En el caso de Appendicularia la estructura secretada es externa, la llamada cápsula o "casita", que es, probablemente, una de las más complejas estructuras producidas por un animal solitario. Su funcionamiento se conoce mejor en la familia Oikopleuridae. El agua entra por un par de aberturas incurrentes provistas, generalmente, de un tamiz de malla gruesa (este tamiz puede faltar como, por ej., en *Oikopleura longicauda*). Se realiza allí una primera selección por tamaño de las partículas. El flujo de agua en el interior es impulsado por los movimientos de la cola, pasando, finalmente, por filtros más finos en los que quedan retenidas las partículas más pequeñas, que son aspiradas por la boca.

Las salpas, en cambio, fabrican una red de mucus cónica que se ubica internamente, en la faringe. Este mucus es secretado por el endostilo, y las cilias de las bandas perifaríngeas lo movilizan continuamente hacia atrás, siendo finalmente transformado en un cordón que avanza debido al accionar de las cilias de la barra branquial y de la boca del esófago, y que es ingerido juntamente con las partículas a él adheridas. El costo energético de la fabricación de la red mucosa es, sin duda, mucho menor en el caso de las salpas que en apendicularias, ya que el mucus es reciclado debido a que es ingerido junto con el alimento. Las apendicularias, en cambio, descartan su cápsula periódicamente y construyen una nueva. Algunas especies secretan una cápsula cada 4 horas, otras cada 2.

Es importante destacar la diferencia entre la recolección de alimento mediante secreciones mucosas y por medio de setas rígidas de antenas o maxilas. Tal diferencia radica en el rango de tamaño de partículas atrapadas, que suele ser mucho más amplio en el caso de las estructuras mucosas. El límite inferior de tamaño para un animal que filtra su alimento mediante elementos rígidos está dado por el espacio mínimo existente entre dichos elementos, que no suele ser inferior a 3-4 μm para la mayoría de los copépodos (Hamner *et al.*, 1975). Las estructuras mucosas, en cambio, pueden tener un tamaño de poro extremadamente pequeño, como 0,1 μm en los filtros internos de algunas cápsulas de Appendicularia. A esto debemos agregar que muchas partículas muy pequeñas pueden ser retenidas simplemente por adhesión al mucus, sin necesidad de existencia de una ultraestructura muy fina en la red mucosa. Esta puede ser la causa de la capacidad de las salpas de retener partículas de tallas inferiores a 1 μm.

En realidad, hace mucho tiempo que se ha reconocido la capacidad de estos animales en la captura de partículas extremadamente pequeñas. Los estómagos de apendicularias y salpas han sido una de las primeras fuentes de nanoplancton para los planctólogos. Balech (com. pers.) describió la especie *Protoperidinium peruvianum*, de aproximadamente 30 μm, basándose sobre material obtenido del estómago de salpas del Perú; y no es el único caso, otros dinoflagelados como *Dinophysis punctata* Jörgensen y *D. stenopterygia* Jörgensen también fueron encontrados por primera vez en salpas. Balech comenta al respecto que cuando se operaba con redes de malla relativamente grande porque no había inferiores a 60 μm, las salpas podían suplir esa deficiencia filtrante de las redes.

PASTOREO

Alldredge (1981) ha estudiado el impacto de las apendicularias sobre las concentraciones naturales de fitoplancton *in situ*. Esto es interesante porque, si bien siempre se ha considerado que el pastoreo por parte del zooplancton es el factor principal de regulación de la densidad de las poblaciones del fitoplancton, son muy pocas las mediciones realizadas directamente en el campo. Trabajó con *Oikopleura dioica*, una especie de talla pequeña, y con *Stegosoma magnum*, de tamaño mayor. En ambas el material retenido por los filtros fue, principalmente, bacterias, flagelados, cocolitoforidos y partículas amorfas. El ritmo de filtrado de *O. dioica* crece exponencialmente con el aumento de la longitud del

tronco, lo que nos permite tener idea del impacto sobre el fitoplancton simplemente midiendo dicha longitud. En general, los ritmos de filtrado para cualquier talla fueron más altos cuando la concentración de alimento era más baja y la temperatura más alta. En *O. dioica* resultaron ser 2 a 3 veces mayores que los de los copépodos de talla similar, y en *S. magnum* fueron 10 veces más altos. Por lo tanto, dependiendo de la densidad de población, que es a veces muy grande, las apendicularias pueden tener un impacto sustancial sobre la concentración del nanoplancton oceánico.

Existen datos de mediciones de ritmos de filtración en acuario de varias especies de salpas (Harbison y Gilmer, 1976; Harbison y Mc Alister, 1979). Los animales usados en estos experimentos fueron capturados a mano, buceando, en frascos individuales, y usados inmediatamente. Otra metodología de captura, con redes por ejemplo, los daña afectando su comportamiento y hasta provocando su muerte. A pesar de esta precaución, igualmente son afectados por el confinamiento en acuario, bajando su ritmo de filtrado. Por lo tanto, los valores más altos medidos deben ser más bajos que los reales.

Se registraron ritmos mayores que 100 ml · min^{-1}. Estos resultados muestran que una sola salpa tiene el mismo potencial de pastoreo que cientos de copépodos (todos los cálculos consideraron valores de ritmo de filtración por contenido de C orgánico). Esto significa que las salpas pueden estar presentes en números menores en varios órdenes de magnitud a los copépodos y aún tener un efecto equivalente sobre las poblaciones fitoplanctónicas.

Sin duda, el alto ritmo de filtración de estos animales, combinado con su capacidad de retener partículas muy pequeñas, y con su potencialidad reproductiva (la reproducción asexual por brotación origina cientos de salpas al mismo tiempo, provocando aumentos extremadamente rápidos de la densidad de población), hace que estos animales deban ser tenidos en cuenta como importantes consumidores de nanoplancton incluso en áreas donde no parecen ser abundantes.

PREDACION Y RECICLAMIENTO DE LA MATERIA

Las citas sobre tunicados planctónicos encontrados en el estómago de otros animales no son frecuentes. Esto puede deberse, en parte, a la dificultad para identificar a estos organismos gelatinosos y frágiles en una masa de material parcialmente digerido. También puede deberse a que no presenten interés como alimento para otros animales o a que sus estrategias de protección ante predadores sean altamente eficientes, ya que se trata de organismos grandes pero muy transparentes, lo que los hace prácticamente invisibles (Hamner *et al.*, 1975).

De todos modos, una gran variedad de peces se han citado como predadores de apendicularias, entre ellos el arenque del Atlántico norte y la sardina del Pacífico. También son consumidas por invertebrados como medusas, ctenóforos y quetognatos.

Los peces que predan sobre apendicularias deben acrecentar su ganancia calórica al consumir las cápsulas taponadas de partículas orgánicas. Además, como es obvio, las cadenas tróficas se acortan al estar el nanoplancton directamente disponible para niveles tróficos superiores.

Siempre se ha dicho que cuando los filtros se tapan el animal abandona la cápsula, sin embargo recientemente Fenaux (1984), ha observado que la dejan regularmente, incluso cuando los filtros están limpios, por ejemplo cuando los ejemplares son mantenidos en agua de mar artificial, sin comida.

Alldredge (1972) analizó el significado ecológico de las cápsulas abandonadas. Observó que la densidad de ellas era de 44,4 a 623 m^{-3} en la corriente de Florida. Estas observaciones fueron realizadas *in situ*, buceando, ya que las cápsulas son invariablemente destrozadas en las redes de plancton. Sobre ellas observó comiendo a varios copépodos, ostrácodos y larvas de eufausiáceos. El copépodo *Oncaea mediterranea* permanece sobre la superficie de la cápsula y usa su primera y segunda maxila y maxilipedios para cavar en el mucus llevándolo hacia la boca. Los copépodos adultos que se alimentan de partículas en suspensión no pueden utilizar la mayor parte del nanoplancton, sin embargo las cápsulas abandonadas de las apendicularias, así como también las redes mucosas de los gasterópodos pelágicos y otros agregados orgánicos, les proveen innumerables superficies que son de naturaleza esencialmente bentónica, y sobre las cuales pueden aplicar métodos bentónicos de alimentación.

G. B. ESNAL, Distribución y relaciones tróficas de tunicados planctónicos.

Hay citas de varios peces como consumidores de salpas, también tortugas, aves, focas y delfines. Entre los invertebrados, medusas, ctenóforos y heterópodos.

Las salpas producen agregados fecales que contienen foraminíferos, radiolarios, tintínidos, diatomeas, flagelados, cocolitofóridos, una parte importante de los cuales están indigeridos. Es muy común encontrar células con los cloroplastos intactos. Al igual que las cápsulas descartadas por las apendicularias, estos agregados pueden ser explotados por otros animales pelágicos como una fuente de alimento concentrado en un ambiente donde éste se encuentra muy disperso. A esto se puede agregar que la precipitación de estos agregados acelera la sedimentación del fitoplancton y del microzooplancton. Wiebe *et al.* (1979) estimaron que los desechos producidos por una población de *Salpa aspera* en el Atlántico norte aportaban, aproximadamente, 12 mg C · m^{-2} · $día^{-1}$ a las poblaciones planctónicas profundas y bentónicas. Consideraron que si toda esa materia orgánica alcanzaba el piso del océano representaba más del 100% del requerimiento diario de energía de la fauna de profundidad.

Las densas agrupaciones de salpas deben ser importantes también desde el punto de vista de la regeneración de nutrientes, ya que los desechos nitrogenados pueden ser utilizados rápidamente por el fitoplancton. El efecto debe ser significativo en aguas tropicales donde los niveles ambientales de nutrientes son particularmente bajos (Omori y Hamner, 1982).

RELACION ENTRE EL COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO Y LA DISTRIBUCION

Las apendicularias parecen tener la capacidad de regular el ritmo de entrada de agua a la cápsula y, por lo tanto, el ritmo de filtración, en relación con la concentración de partículas, siendo el ritmo más alto cuando la concentración de alimento es más baja.

Según Harbison y Gilmer (1976), las salpas carecerían de tal capacidad, siendo el bombeo de agua y la secreción de la red mucosa ininterrumpidos. En estos animales el ritmo de filtración por µg de C orgánico aumenta con el aumento de peso del cuerpo, al contrario de lo que ocurre en ascidias. Esto puede deberse a que las salpas usan bombeo muscular más que superficies ciliadas para movilizar el agua. La canastilla branquial está limitada a una barra ciliada. El batir de estas cilias moviliza, como hemos visto, la secreción mucosa hacia el esófago. Debido a que la superficie ciliada está tan reducida estos animales tampoco tienen la capacidad de seleccionar y rechazar partículas; el resultado es que, cuando la densidad de partículas en el agua es alta se taponan. Este hecho puede ser el determinante de la ausencia de salpas en aguas costeras y estuarianas, donde hay comúnmente alta concentración de material particulado.

Las apendicularias, en cambio, tienen una distribución más amplia. Hemos observado (Esnal y Castro, 1985) en *Oikopleura longicauda*, que existen claras diferencias morfológicas, detectables biométricamente, entre los individuos costeros y los que se encuentran en el borde del talud o más hacia mar adentro. Las dimensiones de la cola son significativamente menores en los primeros que en los del borde de la plataforma, y en éstos menores que en los más pelágicos. Teniendo en cuenta que los movimientos de la cola provocan la penetración del agua en los tamices de la cápsula, podría ocurrir que la diferencia en concentración de partículas en suspensión en aguas costeras y pelágicas fuera un agente de selección de características de la cola responsables de diferencias en el ritmo de filtración. Un estudio equivalente en *O. albicans*, comparando ejemplares del borde de la plataforma y otros más pelágicos (Esnal y Castro, Ms.) no mostró diferencias significativas entre ellos. Este resultado sería coherente con el hecho de que esta especie tiene una distribución netamente pelágica, no encontrándose, en general, ejemplares costeros.

Harbison y Campenot (1979), estudiaron la variación del ritmo de contracción muscular en salpas en relación con la temperatura. Encontraron tres tipos diferentes de respuesta. En algunas especies el ritmo de bombeo se deprime al descender la temperatura y acaba cesando a temperaturas de 10°C o menores. Esta respuesta se observó en *Pegea confoederata, Cyclosalpa polae* y *Weelia cylindrica*. En otras (*Pegea socia, Cyclosalpa pinnata, C. affinis* y *Salpa maxima*) el ritmo disminuye pero no cesa, incluso a temperaturas extremadamente bajas. Un tercer grupo (*Salpa fusiformis, S. aspera*) es insensible al cambio de temperatura. Esto también debe estar relacionado con la distribución horizontal y vertical. Las salpas pertenecientes al primer

grupo se encuentran solamente en aguas tropicales y subtropicales. Las del segundo grupo tendrían una distribución más amplia, encontrándose en aguas templadas. Las del tercer grupo serían migradores verticales.

SOBRE LA NECESIDAD DE MODIFICAR LAS ESTRATEGIAS DE MUESTREO

En varios puntos de este artículo se ha planteado tal necesidad, que es válida en sentido amplio. Los tunicados planctónicos, por su parte, presentan problemas particulares y, en general, comunes a otros zooplácteres "gelatinosos" como medusas, sifonóforos, ctenóforos, heterópodos, pterópodos y algunas larvas meroplanctónicas (Hamner *et al.*, 1975). Estos animales son muy delicados, lo que hace que tanto ellos, como las secreciones que producen y utilizan para capturar alimento, se destruyan en las redes de plancton quedando reducidos a restos irreconocibles. Por este motivo las estimaciones de abundancia relativa existentes son, seguramente, incorrectas. Además, suelen nadar rápidamente evitando la red. Las salpas suman a estas características la de constituir cadenas (formas agregadas o blastozooides) que pueden contener más de 200 individuos. Como consecuencia, la probabilidad de capturar una de estas cadenas en una pesca planctónica es mucho menor que si la distribución fuera al azar.

Esta distribución agrupada no es exclusiva de las salpas, es bien sabido que el zooplancton y el micronecton se encuentran, frecuentemente, formando agregados en los cuales la densidad de la población puede superar de 100 a 1000 veces la densidad promedio estimada por muestreo con red. Al respecto vale la pena referir a un reciente trabajo de Omori y Hamner (1982), en el cual se destaca que para estimar la abundancia real y entender el significado de las agrupaciones se necesita más información sobre la ecología comportamental de las poblaciones, y los atributos específicos de los agrupamientos.

En el caso de las salpas la agregación es una consecuencia de la forma de reproducción asexual, en otros zooplácteres es difícil determinar la razón del agrupamiento.

Estos autores se refieren a los serios problemas que se presentan al muestrear organismos agrupados. Dado que el tratamiento estadístico que debe aplicarse a los datos resultantes de un muestreo está basado sobre la presunción de distribución al azar, regular o agrupada, sólo se puede lograr un resultado satisfactorio conociendo de antemano el patrón básico de distribución. El muestreo subsecuente refina las observaciones preliminares cuantificando las impresiones cualitativas iniciales.

Hamner *et al.* (1975), que han trabajado en las aguas límpidas del trópico (Bahamas), estimulan el estudio del comportamiento del plancton desde dentro del agua, mediante buceo, cámaras subacuáticas o sumergibles, ya que de este modo se puede ver el patrón real de distribución, incluso de pequeños organismos si ellos se encuentran agrupados. Es un hecho que los recientes avances en el conocimiento de la biología comportamental de los tunicados pelágicos y de otros zooplácteres gelatinosos se ha logrado mediante buceo autónomo. Para otros organismos quizá la ecosonda pueda ser la herramienta del futuro, pero no lo es en el presente estado de la tecnología, de modo que los planctólogos debemos todavía confiar, en la mayoría de los casos, en los tradicionales muestreadores ciegos, redes y botellas, para determinar patrones de distribución, abundancia y diversidad. El problema que ven Omori y Hamner (*loc. cit.*) es que, en general, se muestrea repetidamente con un único, favorito y familiar tipo de red, presumiblemente diseñado para coleccionar ciertos organismos. La semejanza de las redes usadas internacionalmente produce un consenso automático de opinión y refuerza los puntos de vista tradicionales. Estos autores se lamentan de que intentos bien intencionados de uniformar las técnicas en todo el mundo hayan acabado en una acumulación de conocimiento uniformado. Grupos de trabajo internacionales han recomendado tipos particulares de redes para distintos tamaños de organismos, así como métodos de captura, con el objeto de comparar índices de abundancia de plácteres o de biomasa total en áreas geográficas extensas. Y, si bien se ha advertido que la uniformidad no debía ser interpretada como una barrera al mejoramiento de los métodos o como desaliento al uso de otras herramientas (Unesco, 1968), el resultado ha sido un uso, en general, irracional de las "redes standard". Nos recuerdan que Haeckel comentaba que si todos muestreamos del mismo modo estamos forzados a analizar nuestros datos desde el mismo punto de vista, lo que lleva a que nuestros modelos sean cada vez más refinados y a que nuestros datos alcancen una fascinante precisión. Lamentablemente las críticas de Haeckel a Hensen, de un siglo atrás, sobre los patrones precisos de muestreo y su engañosa apariencia de exactitud están todavía vigentes. Precisión y exactitud son conceptos diferentes que suelen ser confundidos.

Puntualizan que es obvio que no hay una red ideal para una categoría de talla particular de organismos diferentes y que los planctólogos no deberíamos permitir que nuestra herramienta nos dicte las preguntas que debemos formularnos. Proponen la utilización de muchas fuentes de información simultáneamente, desde el uso de delicados aspiradores manejados a mano (Hamner *et al.*, 1975) y observaciones subacuáticas, a ecosonda o estadísticas de capturas comerciales, sin descartar, por supuesto, las redes tradicionales. Los datos comparativos provenientes del uso de varias herramientas diferentes y de metodologías distintas, aportan más credibilidad que los proporcionados por un solo tipo de instrumento o técnica.

Otra crítica que hacen estos autores, y que también tiene que ver con el tema de este artículo, es sobre el desmedido interés existente sobre el vagamente definido modelo del flujo de energía. La concentración de la atención de los oceanógrafos en los niveles tróficos de energía, opinan, pudo haber retardado el desarrollo de la ecología de poblaciones de los animales pelágicos. Citan a Paine (1980), quien puntualiza claramente que los modelos de estructura de la comunidad basados sobre niveles energéticos han contribuido mucho menos a la disciplina de la ecología, que muchos otros modelos de estructura de la comunidad que ponen énfasis en relaciones reales entre poblaciones reales.

BIBLIOGRAFIA

ALLDREDGE, A. L., 1972. Abandoned larvaceans houses, a unique food source in the pelagic environment. *Science, N.Y., 177: 885-887.*

– 1981. The impact of appendicularian grazing on natural food concentrations *in situ*. *Limnol. Oceanogr., 26(2): 247-257.*

ESNAL, G. B., 1978. Características generales de la distribución de tunicados pelágicos del Atlántico sudoccidental, con algunas observaciones morfológicas. *Physis (Buenos Aires), A, 38(94): 91-102.*

– 1981a. Thaliacea: Salpidae. *En: Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental. (Ed. D. Boltovskoy), INIDEP, pp. 793-808.*

– 1981b. Appendicularia. *En: Atlas del Zooplancton del Atlántico Sudoccidental. (Ed. D. Boltovskoy), INIDEP, pp. 809-827.*

ESNAL, G. B., B. E. CASARETO y M. C. DAPONTE, 1983. Estudio sobre variación latitudinal en *Iasis zonaria* (Pallas, 1774) (Tunicata, Thaliacea). *Physis (Buenos Aires), A, 41(101): 129-133.*

ESNAL, G. B. y R. J. CASTRO, 1985 Caracterización de estadios de madurez y variaciones intraespecíficas en *Oikopleura longicauda* (Vogt), 1854 (Tunicata, Appendicularia). *Physis (Buenos Aires), A, 43 (104): 19-24.*

– Ms. *Oikopleura albicans* (Leuckart), 1853 (Tunicata, Appendicularia), un estudio biométrico. *En prensa en: Neotrópica.*

FENAUX, R., 1984. Rhythm of secretion of oikopleurid's houses. *Resúmenes International Symposium on Marine Plankton, Shimizu, Japon, p. 17.*

HAMNER, W. M., L. P. MADIN, A. L. ALLDREDGE, R. W. GILMER y P. P. HAMNER, 1975. Underwater observations of gelatinous zooplankton: Sampling problems, feeding biology and behavior. *Limnol. Oceanogr., 20(6): 907-917.*

HARBISON, G. R. y R. B. CAMPENOT, 1979. Effects of temperature on the swimming of salps (Tunicata, Thaliacea): Implications for vertical migration. *Limnol. Oceanogr., 24(6): 1081-1091.*

HARBISON, G. R. y R. W. GILMER, 1976. The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confoederata* and two other salps. *Limnol. Oceanogr., 21(4): 517-528.*

HARBISON, G. R. y V. L. McALISTER, 1979. The filter-feeding rates and particle retention efficiencies of three species of *Cyclosalpa* (Tunicata, Thaliacea). *Limnol. Oceanogr., 24(5): 875-892.*

LOHMANN, H., 1928. Beiträge zur Planktonbevölkerung der Weddelsee nach den Ergebnissen der Deutschen Antarktischen Expedition 1911-1912. Die Appendicularien. Bevölkerung der Weddellsee. *Int. Rev. Hydrobiol., 20(1-2). 13-72.*

LOHMANN, H. y E. HENTSCHEL, 1939. Die Appendicularien in Südatlantischen Ozean. *Wiss. Ergebn. dt. atlant. Exped. "Meteor", 13(3): 153-243.*

OMORI, M. y W. M. HAMNER, 1982. Patchy distribution of zooplankton: behavior, population assessment and sampling problems. *Mar. Biol., 72: 193-200.*

PAINE, R. T., 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol., 49: 667-685.*

SOEST, R. W. M. van, 1975. Zoogeography and speciation in the Salpidae (Tunicata, Thaliacea). *Beaufortia, 23(307): 181-215.*

TOKIOKA, T., 1964. Taxonomic studies of Appendicularians collected by the Japanese Antartic Research Expedition. *Scient. Rep. Jap. Antarct. Res. Exped. E, 21: 1-16.*

UNESCO, 1968. Zooplankton sampling. *Monogr. oceanogr. methodol. 2, Paris, Unesco Press, 174 pp.*

WIEBE, P. H., L. P. MADIN, L. R. HAURY, G. R. HARBISON y L. M. PHILBIN, 1979. Diel vertical migration by *Salpa aspera* and its potential for large scale particulate organic matter transport to the deep-sea. *Mar. Biol., 53: 249-255.*